

Hérédité de la précocité extrême dans le cas d'un croisement entre deux variétés d'arachide Spanish

J. L. KHALFAOUI (1)

Résumé. — Une étude génétique est menée à partir des descendance F_1 , F_2 et rétro-croisements d'un croisement entre une variété hâtive (73-30 95 jours) et une variété très hâtive (Chico 75 jours). Elle montre que les composantes de mise à floraison (rapidité et intensité de mise à floraison) constituent des caractères distincts où la part des effets de dominance et d'épistasie est importante. Ils sont corrélés entre eux, mais indépendants de la précocité de maturité des gousses dont ils ne pourront pas constituer un test précoce chez du matériel génétique en ségrégation. La précocité de maturité des gousses est déterminée par la durée de la floraison intense et la durée d'élaboration de la gousse mûre à partir de la fleur fécondée. La précocité de maturité des gousses est un caractère commandé par un petit nombre de facteurs génétiques à effets génétiques essentiellement additifs et secondairement de dominance. Malgré cette complexité génétique limitée, les héritabilités aux sens large et étroit sont faibles du fait d'un effet de l'environnement important dans l'expression phénotypique.

INTRODUCTION

En zone semi-aride tropicale chaude, les variétés précoces présentent une variabilité génétique de la longueur du cycle allant de 75 à 100 jours. Elles appartiennent à la variété botanique Spanish.

Une seule variété agronomiquement performante de cycle inférieur à 90 jours semble actuellement disponible (Quiu Qung, 1990). Or, l'obtention de telles variétés constitue à l'heure actuelle l'une des principales priorités de nombreux pays producteurs d'arachide de la zone semi-aride. Ceci est notamment le cas de la frange nord de la zone soudano-sahélienne qui est confrontée depuis une quinzaine d'années à une diminution très grave de la durée de la saison des pluies (Khalfaoui, 1987).

Du fait de sa floraison indéterminée et du délai important de formation et de maturation des gousses, un pied d'arachide présente à la récolte des fruits à tous les stades de formation. La courbe de floraison journalière en fonction du temps, passant par un maximum avant de décroître, la proportion de gousses mûres par pied augmente au cours du temps sans jamais atteindre la totalité de la production. Or, il est établi (Sanders, 1982) que les gousses immatures déprécient la récolte chez l'arachide, la précocité est donc définie par la capacité d'un génotype à former rapidement des fruits dont la proportion de mûrs soit la plus élevée possible.

Différentes méthodes d'évaluation de la précocité sont employées chez l'arachide. En sélection, on distinguera d'une part les méthodes non destructives permettant la comparaison des pieds de générations en ségrégation issues de croisements. D'autre part, les méthodes destructives ou nécessitant un certain nombre d'individus par génotype, qui sont réservées aux lignées avancées.

La méthode de référence non destructive est basée sur la détermination, à un temps donné après le semis, du pourcentage de gousses mûres par rapport à la totalité des gousses formées. Généralement le seuil de maturité adopté pour un pied ou une variété est de 75 % de gousses mûres. Le cycle est alors évalué en nombre de jours de culture permettant d'atteindre ce pourcentage. Cette détermination se fait par l'examen de la face interne de la coque (péricarpe)

(Pattée *et al.*, 1974) ou du tissu interne de la coque (mésocarpe) (Drexler *et al.*, 1979) qui se colorent et noircissent lors de la maturation de la gousse permettant de classer chaque gousse en mûre ou immature.

D'autres méthodes d'évaluation de la maturité portent sur les graines et les gousses (Emery *et al.*, 1966 ; Pearson *et al.*, 1973 ; Young *et al.*, 1972 ; Gilman *et al.*, 1977 ; Pattée *et al.*, 1976) (Tabl. I).

TABLEAU I. — Différentes méthodes d'évaluation de la maturité sur les gousses et les graines — (*Different methods of assessing pod and seed ripeness*)

Méthodes (Method)	Evolution lors de la maturation (Changes during ripening)	
Dosage colorimétrique des caroténoïdes dans l'huile (<i>Colorimetric quantitative analysis of carotenoids in the oil</i>)		
Dosage colorimétrique des pigments extraits au méthanol (<i>Colorimetric quantitative analysis of pigments extracted using methanol</i>)	Baisse (Decrease)	Méthodes non destructives (Non-destructive methods)
Dosage de l'arginine libre dans les graines (<i>Quantitative analysis of free arginine in the seeds</i>)		
Densité des gousses (<i>Pod density</i>)		
Poids des graines/Poids des coques (<i>Weight of seed/weight of shells</i>)	Augmentation (Increase)	Méthodes non destructives (Non-destructive methods)

(1) IRHO/CIRAD, attaché à l'Institut sénégalais de Recherche Agricole, CNRA Bambey, Sénégal.

Certaines méthodes sont basées sur le suivi de caractères intervenant dans la précocité, donc supposés en corrélation avec le pourcentage de gousses mûres à la récolte. C'est le cas de caractères de floraison tels que :

- nombre de jours pour avoir n fleurs produites
($n = 1$ ou 25 ou 50...)
- nombre de jours pour avoir x % des pieds en floraison
($x = 50$ % ou 75 %).

Chez l'arachide, l'hérédité de la longueur du cycle est mal connue. Peu de données sont disponibles dans la littérature et nombre d'entre elles manquent de précisions sur l'origine des croisements, les méthodes employées et les résultats

Pour Badami (1923, 1928) le caractère tardif est dominant sur précoce et un gène majeur diffère entre les Virginia et les Spanish. Patel *et al.* (1936) et Hassan (1964) obtiennent une dominance phénotypique partielle pour la tardiveté. Nigam *et al.* (1986) rapportent dans un programme d'obtention de variétés très précoces des croisements où le caractère précoce est dominant. La précocité y est évaluée par le nombre de jours pour avoir 75 % des pieds en floraison. Tai *et al.* (1977) rapportent pour neuf croisements entre 6 parents : Virginia, Spanish et Valencia en génération F_2 , des dominances phénotypiques variables suivant les croisements. La maturité est évaluée par le dosage de l'arginine libre dans les graines. Des transgressions au-delà du parent le plus tardif se manifestent pour la plupart des croisements. Par contre, en deçà du parent précoce, elles n'apparaissent que pour deux croisements : Virginia par Spanish et Virginia par Virginia. Les estimations des héritabilités au sens large varient de 60 à 90 %. Ils estiment que deux facteurs génétiques déterminent le caractère avec intervention de gènes mineurs. Holbrook *et al.* (1988) étudient la coloration du mésocarpe des gousses des pieds de la F_2 d'un croisement entre la variété Chico (Spanish très précoce) et une Virginia extrêmement tardive. Ils observent en F_1 une dominance phénotypique totale en faveur de la tardiveté et une absence de dominance en F_2 . Ils estiment entre 4 et 5 le nombre de gènes responsables de la distribution en F_2 . Gupton *et al.* (1970), dans un croisement entre deux Virginia obtiennent en F_4 et F_5 des héritabilités aux sens large et étroit élevées en mesurant la maturité par colorimétrie de l'huile. Gibori *et al.* (1978) observent dans un diallele 9×9 entre Virginia, Spanish et Valencia en génération F_2 , une héritabilité au sens étroit assez élevée ($h^2 = 0,62$). Seule les effets additifs se manifestent de façon significative. Mohammed *et al.* (1978) étudient l'indice de maturité des gousses des générations F_2 et F_3 de croisements entre une Virginia et deux Spanish et obtiennent des héritabilités au sens large assez élevées (entre 46 et 70 %) et des héritabilités au sens étroit faibles par régression entre les deux générations (entre 20 et 35 %). Parker *et al.* (1970) étudient un diallele 6×6 entre Virginia, Spanish et Valencia. Les effets d'aptitude générale à la combinaison sont significatifs pour la précocité de levée, d'ouverture de la première feuille du rameau principal et de mise à floraison. Par contre les effets d'aptitude spécifique à la combinaison ne sont significatifs que pour la rapidité de mise à floraison. Ce dernier résultat est également rapporté dans une étude similaire en F_1 et F_2 par Wynne *et al.* (1970, 1971) Parker *et al.* (1970) n'observent pas d'effet maternel général et spécifique. De même Tai *et al.* (1977) et Holbrook *et al.* (1988) n'obtiennent pas de différence significative entre les deux F_2 de deux croisements réciproques entre Spanish. Par contre, Dhery (communication personnelle) estime que la variété Tifspan (Spanish), utilisée comme femelle, confère à sa

descendance un gain de précocité par rapport au croisement réciproque qui se conserve au cours des générations.

Ces données semblent indiquer :

1. Une tendance à la dominance des allèles de tardiveté dans un grand nombre de croisements. Les cas de dominance des allèles de précocité sont plus rares
2. Une assez bonne héritabilité des caractères de précocité.
3. Une prépondérance des effets génétiques de type additif.

Ceci corrobore l'opinion empirique répandue chez les sélectionneurs de l'arachide qui considèrent la précocité comme étant un caractère à hérédité relativement simple, tout comme dans nombre d'espèces.

Les programmes de sélection visant à obtenir des variétés précoces d'arachide de bonnes qualités agronomiques et technologiques ont été menés en sélection généalogique ou bulk à partir de croisements simples entre deux variétés parentales. Quiu Quing *et al.* (1989) rapportent un travail original d'amélioration génétique de la précocité par mutagenèse. A partir d'une variété hâtive de bonnes qualités agronomiques, ce travail a abouti à l'obtention d'une variété, la Baisha 1016, agronomiquement performante et de précocité inférieure à celle de Chico, qui était jusqu'alors la variété d'arachide la plus précoce (75 jours). Ceci constitue un résultat remarquable puisque les auteurs auraient ainsi augmenté la variabilité génétique originale de l'arachide cultivée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Matériel génétique.

Le matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de la précocité est présenté au tableau II.

2. — Modèles génétiques.

2.1. — Etude des effets génétiques.

L'étude des effets génétiques conditionnant l'expression du caractère est menée à partir des modèles de la génétique quantitative élaborés par Mather et Jink (1982). L'avantage de ces modèles est qu'ils s'enchaînent suivant une complexité croissante des paramètres pris en compte et suivant une diminution du nombre des hypothèses de bases. Les deux premiers modèles sont testés : le modèle d'additivité-dominance et le modèle d'interaction digénique. Leurs hypothèses de bases, plus ou moins contraignantes d'un point de vue statistique et biologique, sont admises, à savoir : distribution normale des valeurs phénotypiques, variance aléatoire due au milieu équivalente quel que soit le génotype, absence d'interaction entre les génotypes et les environnements, et enfin, absence d'effet de linkage entre les gènes conditionnant le caractère.

La dominance phénotypique en F_1 et en F_2 est évaluée par la déviation, exprimée en pour cent, de la valeur phénotype moyenne de la F_2 par rapport à la moyenne de celles des parents.

2.2. — Héritabilité.

Les héritabilités au sens large en F_2 et F_3 sont évaluées suivant la méthode de Mahmud *et al.* (1951) :

$$H_{eFg} = \frac{\text{Variance génotypique}}{\text{Variance phénotypique}} = \frac{V_{Fg} - V_e}{V_{Fg}}$$

avec $Fg = F_2$ ou F_3
 $V_{Fg} = \text{Variance intra bloc } Fg$
 $V_e = 1/2(V_{P_1} + V_{P_2})$

avec P_1 et $P_2 = \text{Parent 1 et Parent 2.}$

L'héritabilité au sens étroit (Lush, 1945 et autres) est évaluée suivant 3 méthodes :

— Smith (1950), Warner (1952) dans le cas où le caractère est déterminé par des effets génétiques d'additivité-dominance :

$$h_D^2 = \frac{1/2 D}{V_{F_2}}$$

avec $D = \text{Variance génétique due aux effets d'additivité}$

$$1/2 D = 2 V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})$$

— Lush (1945), Robinson *et al.* (1949)

$$h_b^2 = b_{F_3/F_2} = \frac{\text{Cov}_{F_3/F_2}}{V_{F_2}} \text{ (coefficient de régression)}$$

avec $b_{F_3/F_2} = \text{Coefficient de régression entre les performances moyennes des descendance } F_3 \text{ et celles des plantes } F_2 \text{ dont elles sont issues.}$

L'erreur standard de cette estimation est calculée suivant Falconer (1961)

— Falconer (1961)

$$h_l^2 = 3/2 \frac{V_{BF_3}}{V_{BF_3} + V_{WF_3}}$$

(coefficient de corrélation intraclasse)

avec $V_{BF_3} = \text{Variance inter-familles } F_3$
 $V_{WF_3} = \text{Variance intra-familles } F_3$

Le facteur 3/2 est appliqué au coefficient intraclasse afin de réduire le biais qu'il induit dans l'estimation de l'héritabilité au sens étroit (Cahaner *et al.*, 1980). L'erreur standard de cette estimation est obtenue selon Falconer (1961).

L'héritabilité réalisée est calculée selon la méthode de Guthrie *et al.* (1984).

$$h_R^2 = \frac{\bar{F}_3 \text{ sup} - \bar{F}_3 \text{ inf}}{\bar{F}_2 \text{ sup} - \bar{F}_2 \text{ inf}}$$

avec

$\left. \begin{array}{l} \bar{F}_3 \text{ sup} \\ \bar{F}_3 \text{ inf} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{moyennes phénotypiques des individus} \\ F_3 \text{ issus des 10 \% individus } F_2 \text{ supérieurs} \\ \text{inférieurs} \end{array} \right\}$

$\left. \begin{array}{l} \bar{F}_2 \text{ sup} \\ \bar{F}_2 \text{ inf} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{moyennes phénotypiques des performances} \\ \text{des 10 \% individus } F_2 \text{ supérieurs} \\ \text{inférieurs} \end{array} \right\}$

2.3. — Taux de discrimination légitime, taux de transgression favorable et Progrès génétiques attendus.

Les taux de discrimination légitime (Tdl) et de transgression favorable (Ttf) sont évalués en F_2 (Ecochard *et al.*, 1961).

TABLEAU II. — Matériel génétique entrant dans l'étude de l'hérédité de la précocité — (*Germplasm used in the precocity heredity study*)

Désignations dans l'étude (<i>Designation in the study</i>)	Natures (<i>Type</i>)	Précisions (<i>Details</i>)
P_1	73-30	— variété botanique Spanish (<i>Spanish botanical variety</i>) — lignée pure dormante (<i>dormant pure family</i>) — obtention par sélection généalogique à partir d'un croisement 61-24 (Spanish d'Argentine) par 59-127 (Virginia du Burkina) (<i>obtained by pedigree selection from a 61-24 (Argentinian Spanish) by 59-127 (Virginia from Burkina) cross</i>) — 95 jours en zone Soudano-Sahélienne (<i>95 days in the Sudan-Sahel zone</i>)
P_2	Chico	— variété botanique Spanish (<i>Spanish botanical variety</i>) — lignée pure non dormante (<i>non-dormant pure family</i>) — obtention par sélection généalogique à partir d'une population d'URSS (Caucase) (<i>obtained by pedigree selection from a Russian population (Caucasian)</i>) — 75 jours (<i>75 days</i>)
F_1	$73-30 \times \text{Chico}$	
F_2	$73-30 \times \text{Chico}$	
F_3	$73-30 \times \text{Chico}$	— 52 lignées F_3 issues de 52 pieds F_2 choisis pour couvrir la gamme de précocité des pieds F_2 (20 à 96 % de gousses mûres à la récolte) (<i>52 F_3 families from 52 F_2 plants chosen to cover a range of F_2 plant precocity values (20 to 96 p. 100 ripe pods at the time of harvest)</i>)
B_1	$F_1 \times 73-30$	
B_2	$F_1 \times \text{Chico}$	

$$\text{Tdl} = 1/2 \sqrt{1 - H_{F_2}}$$

$$\text{Ttf} = \text{Proba} \left(x > \frac{|\bar{P}_2 \pm 2 \sqrt{V_E - \bar{F}_2}|}{\sqrt{V_{F_2}}} \right)$$

avec $V_E = \text{Variance résiduelle, à partir de l'analyse de variance des parents.}$

$\bar{P}_2 = \text{moyenne de la génération parentale favorable}$

$\bar{F}_2 = \text{moyenne de la génération } F_2$

Le gain de sélection attendu est évalué selon Falconer (1961)

$$Gs = K \cdot \sqrt{V_{F_2} \cdot h_b^2}$$

avec K = coefficient fonction de la pression de sélection prise égale à Tdl.

2.4. — Corrélation entre caractères.

Pour les différentes générations, une estimation des coefficients de corrélation environnementaux, phénotypiques et génétiques entre les paramètres de la précocité est réalisée selon les formules suivantes :

— le coefficient de corrélation environnementale entre 2 caractères x et y est calculé à partir des coefficients de corrélation entre ces deux caractères chez les individus parentaux :

$$r_e = 1/2[r_{P_1}(x, y) + r_{P_2}(x, y)]$$

avec

$$r_{P_1 \text{ ou } P_2}(x, y) = \frac{\text{Cov}_{P_1 \text{ ou } P_2}(x, y)}{\sqrt{V_{P_1 \text{ ou } P_2}(x) V_{P_1 \text{ ou } P_2}(y)}}$$

— le coefficient de corrélation phénotypique entre 2 caractères x et y est calculé chez les individus aux générations F_2 et F_3 :

$$r_{PFg} = \frac{\text{Cov}_{Fg}(x, y)}{\sqrt{V_{Fg}(x) V_{Fg}(y)}}$$

— le coefficient de corrélation génétique entre 2 caractères x et y est calculé selon 3 méthodes :

a) A partir des individus aux générations F_2 et F_3

$$r_{GFg} = \frac{\text{Cov}_{Fg}(x, y) - \text{Cov}_p(x, y)}{\sqrt{[V_{Fg}(x) - V_e(x)][V_{Fg}(y) - V_e(y)]}}$$

avec

$$\begin{aligned} \text{Cov}_p(x, y) &= 1/2[\text{Cov}_{P_1}(x, y) + \text{Cov}_{P_2}(x, y)] \\ V_e(x, y) &= 1/2[V_{P_1}(x, y) + V_{P_2}(x, y)] \end{aligned}$$

(Ecochard, 1961)

b) A partir des moyennes des familles à la génération F_3

$$r_{GF_3} = \frac{\text{Cov}_{BF_3}(x, y)}{\sqrt{V_{BF_3}(x) V_{BF_3}(y)}}$$

L'erreur standard de cette estimation de la corrélation génétique est calculée suivant Taillis (1959).

c) A partir des moyennes des familles F_3 et des plantes F_2 dont elles sont issues (Hazel, 1943)

$$r_{GF_3/F_2} = \sqrt{\frac{(r_{F_3}(x)/F_2(y))(r_{F_3}(y)/F_2(x))}{(r_{F_3}(x)/F_2(x))(r_{F_3}(y)/F_2(y))}}$$

L'erreur standard de cette estimation de la corrélation génétique est calculée suivant Reeve (1955).

2.5. — Nombre de facteurs génétiques.

Le nombre de facteurs génétiques correspond au nombre de gènes majeurs ou de groupes majeurs de gènes (« Linkats » selon Demarly, 1977) qui déterminent la différence de comportement entre les deux variétés parentales pour le caractère considéré

Mather et Jinks (1982), Castle (1921) ont établi des formules permettant d'estimer le nombre de facteurs génétiques qui interviennent dans la différence de comportement entre deux lignées pures.

$$\text{Castle : } K = 1/8 \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{(V_{F_2} - V_{F_1})}$$

$$\text{Mather et Jink : } K = 1/4 \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{D}$$

$$\text{avec : } D = 4 V_{F_2} - 2(V_{B_1} + V_{B_2})$$

Elles reposent sur des hypothèses du modèle d'additivité-dominance de Mather et Jinks (1982), abordées plus haut, auxquelles s'ajoutent trois hypothèses :

1 L'absence d'effet de linkage entre les gènes.

2 Les gènes ont des effets égaux sur l'expression du caractère.

Cette hypothèse est biologiquement peu réaliste comme le montre, par exemple, le cas du contrôle génétique de la maturité (Quinby, 1967) et de la hauteur (Schertz, 1970) chez le sorgho. Par approximation, nous admettrons cependant cette hypothèse.

3. Les allèles à effets comparables sont associés chez les mêmes parents.

Cette hypothèse peut être admise sans grand risque lorsque la différence de comportement entre les parents est importante et déterminée par un petit nombre de facteurs génétiques.

Les hypothèses sur lesquelles reposent les formules de détermination du nombre de facteurs génétiques sont biologiquement très contraignantes. On peut donc douter du réalisme de ces formules. Elles sont toutefois utiles au sélectionneur dans la mesure où, si elles s'accordent pour indiquer un petit nombre de facteurs génétiques, il existe une forte probabilité pour que ce nombre soit très limité.

3. — Protocole expérimental.

3.1. — Dispositif statistique.

En 1984 sont semées les générations P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 et B_2 en 5 blocs randomisés.

Chaque bloc comprend :

— 1 ligne de chacune des générations génotypiquement homogènes P_1 , P_2 et F_1 ;

— 4 lignes de la génération en ségrégation F_2 ;

— 1 seule ligne des générations génétiquement hétérogènes B_1 et B_2 . La quantité de semences disponibles n'a pas permis de mettre en place davantage de plantes, qui auraient mieux rendu compte de la variabilité génétique au niveau de la variance intra-parcellaire.

Chaque ligne comprend 12 plantes et 2 plantes de bordure qui n'entrent pas dans l'étude. Sur les 12 plantes, 10 entourées de 4 plantes voisines sont suivies. L'écartement est de 50 sur 50 cm.

En 1985 sont semées les générations P_1 , P_2 et F_3 en 3 blocs randomisés. La quantité de semences F_3 disponible a limité le nombre de répétitions, donc la précision du dispositif statistique.

Chaque bloc comprend :

— 8 lignes de chacune des générations génétiquement homogènes P_1 et P_2 ;

— 52 lignes de la génération en ségrégation F_3 , à raison d'une descendance F_3 par ligne. Chacune des 52 descendances F_3 est répartie sur les 3 répétitions. Elles proviennent de 52 pieds F_2 choisis de façon à couvrir la gamme de précocité présente en F_2 , évaluée à partir du pourcentage de gousses mûres à la récolte.

Chaque ligne comprend 7 plantes et 2 de bordure qui n'entrent pas dans l'analyse. L'écartement est de 50 cm sur 50 cm

Les effectifs des générations en étude ne sont pas égaux du fait de la mortalité de certains individus en cours d'expérimentation et de l'étude d'un plus grand nombre d'individus des générations F_2 et F_3 génétiquement plus diversifiées que les générations parentales et F_1 . Les variances résiduelles et les variances des moyennes des différentes générations ne sont donc pas estimées avec la même précision. C'est la raison pour laquelle, lors des analyses statistiques des modèles, ces moyennes seront pondérées par l'inverse de leur variance suivant la méthode proposée par Mather et Jinks (1982).

3.2. — Critères de précocité.

Les paramètres de précocité étudiés sont choisis à partir de l'étude des composantes de la précocité (Khalifaoui, 1990) et selon les possibilités matérielles d'évaluation individuelle et non destructive.

Quatre critères sont retenus :

1. Nombre de jours entre le semis et la levée (S-L).
2. Nombre de jours entre la levée et le premier jour de floraison (L-F).
3. Nombre de fleurs produites durant les 4 premiers jours de floraison (4 F).
4. Pourcentage de gousses mûres, évalué à partir de la coloration de l'intérieur de la coque, 80 jours après le semis (%³₈₀ GM 80 jour).

RÉSULTATS

Les comportements des différentes générations en 1984 et 1985, le résultat des analyses de variances et de leur décomposition, sont présentés aux tableaux III et IV pour chacun des critères de précocité.

Les résultats des tests du modèle d'additivité-dominance sont présentés dans le tableau V. Lorsque l'adéquation au modèle est admise, l'estimation ponctuelle des effets génétiques et le test de leur signification figurent au tableau VI.

Dans le cas des caractères où l'adéquation au modèle d'additivité-dominance est rejetée, le test du modèle génétique d'interactions digéniques est mené. Les résultats figurent au tableau VII. De même, lorsque l'adéquation est admise, l'estimation ponctuelle de ses effets génétiques et le test de leur signification sont indiqués dans le tableau VIII.

La comparaison deux à deux des variances résiduelles parentales entre les 2 années d'étude indique qu'elles ne sont pas significativement différentes. La variance liée au milieu peut donc être considérée équivalente entre les deux années. Ceci permet d'associer dans certains calculs les résultats de générations étudiées au cours d'années différentes.

Le tableau IX présente l'estimation des héritabilités et des paramètres génétiques qui en dérivent pour chacun des critères de précocité. Pour certains d'entre eux les estimations ne peuvent être calculées, l'ensemble des générations et filiations nécessaires n'étant pas présentes dans l'étude ou bien les conditions génétiques préalablement requises, telle

TABLEAU III. — Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats 1984 — (*Study of precocity heredity : 1984 results*)

	Générations (Generation)	Effectifs (Number)	Moyennes (Means)	Erreurs standards (Standard error)	Variances totales (Total variances)	Variances Intra-bloc (Within-block variances)	Tests de Bartlett (Bartlett tests)	CV (%) (CV %)
S-L : semis-levée (jours) (S-E : sowing-emergence days)	P ₁	50	6,4	± 0,1	0,782	0,840		14
	P ₂	50	6,1	± 0,0	0,058	0,060		4
	F ₁	50	7,1	± 0,2	1,480	0,953		17
	F ₂	200	7,7	± 0,1	2,902	2,580		22
	B ₁	50	9,3	± 0,3	3,519	2,986		20
	B ₂	50	6,1	± 0,0	0,092	0,091		5
L-F : levée-floraison (jours) (log ×) (E-F : emergence-flowering days (log ×))	P ₁	50	1,265	± 0,004	0,905 · 10 ⁻³	0,750 · 10 ⁻³	NS	2
	P ₂	50	1,202	± 0,004	0,857 · 10 ⁻³	0,873 · 10 ⁻³		2
	F ₁	50	1,257	± 0,005	1,738 · 10 ⁻³	1,573 · 10 ⁻³		3
	F ₂	200	1,231	± 0,003	2,341 · 10 ⁻³	2,317 · 10 ⁻³		4
	B ₁	50	1,273	± 0,007	2,736 · 10 ⁻³	2,903 · 10 ⁻³		4
	B ₂	50	1,229	± 0,004	0,937 · 10 ⁻³	0,671 · 10 ⁻³		3
4F : nombre fleurs 4 premiers jours (4F : number of flowers in first 4 days)	P ₁	50	12,8	± 0,6	19,714	20,858	NS	35
	P ₂	50	17,1	± 0,7	25,259	27,276		29
	F ₁	50	20,8	± 0,9	41,114	38,580		31
	F ₂	200	17,2	± 0,4	37,181	37,111		35
	B ₁	45	12,8	± 1,0	40,650	40,618		50
	B ₂	50	20,8	± 0,9	41,533	39,267		31
% G-M : % gousses mûres à 80 jours (Arc Sin $\sqrt{\%$) (% RP : % of ripe pods at 80 days) (Arc sin $\sqrt{\%$)	P ₁	49	48,0	± 1,1	57,103	50,362	NS	16
	P ₂	43	77,7	± 1,6	104,577	109,954		13
	F ₁	50	59,3	± 1,2	68,379	57,339		14
	F ₂	188	58,2	± 0,8	124,726	116,512		19
	B ₁	41	51,1	± 1,7	116,584	89,057		21
	B ₂	44	68,9	± 1,9	162,178	95,886		19

TABLEAU IV. — Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats 1985 — (*Study of precocity heredity : 1985 results*)

	Générations (<i>Generation</i>)	Effectifs (<i>Number</i>)	Moyennes (<i>Means</i>)	Erreurs standards (<i>Standard error</i>)	Variances totales (<i>Total variances</i>)	Variances Intra-bloc (<i>Within-block variances</i>)	Variances Intra-familles (<i>Within-family variances</i>)	Variances Interfamilles (<i>Between family variances</i>)	CV (%) (<i>CV %</i>)
							F		
S-L (<i>S-E</i>)	P ₁	155	6,9	± 0,1	0,559	0,451	NS	—	11
	P ₂	168	6,4	± 0,0	0,326	0,330		—	9
	F ₃	936	6,9	± 0,0	0,747	0,746		0,492	13
L-F (log ×) (<i>E-F</i>)	P ₁	147	1,233	± 0,003	1,066 · 10 ⁻³	1,062 · 10 ⁻³	NS	—	3
	P ₂	160	1,206	± 0,002	0,753 · 10 ⁻³	0,748 · 10 ⁻³		—	2
(log ×)	F ₃	910	1,219	± 0,002	4,752 · 10 ⁻³	4,751 · 10 ⁻³		3,356 · 10 ⁻³	6
4F (<i>4F</i>)	P ₁	147	10,5	± 0,4	23,702	22,538	NS	—	46
	P ₂	160	22,6	± 0,4	25,924	25,411		—	32
	F ₃	910	12,6	± 0,2	42,914	42,940		33,789	52
% ^{abs} GM (Arc Sin $\sqrt{\frac{\%}{100}}$)	P ₁	140	49,2	± 0,8	86,383	86,248	NS	—	19
(% RP (<i>Arc sin</i> $\sqrt{\frac{\%}{100}}$))	P ₂	145	71,6	± 0,9	125,247	125,338		—	16
	F ₃	767	48,4	± 0,4	121,741	121,627		110,61	23

TABLEAU V. — Etude de l'hérédité de la précocité : Résultats du « Joint Scaling Test » du modèle d'additivité-dominance (Mather et Jinks, 1949) — (*Study of precocity heredity : Results of the Joint Scaling Test of the additivity-dominance model — Mather and Jinks, 1949*)

	Générations (<i>Generation</i>)	Ajustements (= 1/V \bar{x}) (<i>Adjustments</i>)	Modèles (<i>Models</i>)			Moyennes (<i>Means</i>)		0-T (0-T)	0-T ² × Ajust. (0-T ² × <i>adjust</i>)	
			m	[d]	[h]	Observées (<i>Observed</i>)	Théoriques (<i>Theoretical</i>)			
L-P : levée-floraison (jours) (log ×) (<i>S-F : sowing-flowering days log ×</i>)	P ₁	55 245,918	1	—	1	0	1,2652	1,2644	0,77597 · 10 ⁻³	0,033
	P ₂	58 316,216	1		1	0	1,2021	1,2003	1,795918 · 10 ⁻³	0,188
	F ₁	28 766,862	1		0	1	1,2566	1,2516	5,094211 · 10 ⁻³	0,747
	F ₂	69 514,828	1		0	1/2	1,2314	1,2420	10,455743 · 10 ⁻³	7,600
	B ₁	18 271,688	1	—	1/2	1/2	1,2733	1,2580	15,254230 · 10 ⁻³	4,251
	B ₂	53 344,472	1		1/2	1/2	1,2289	1,2259	2,978544 · 10 ⁻³	0,473
Différence significative X ₃ (α = 5 %) = 12,84 < 14,53 (<i>Significant difference</i>)										
4F : nombre de fleurs 4 premiers jours (<i>4F : number of flowers in first 4 days</i>)	P ₁	2,5362	1	—	1	0	12,80	12,02	0,78	1,54
	P ₂	1,9795	1		1	0	17,08	17,57	0,49	0,48
	F ₁	1,2161	1		0	1	20,78	19,98	0,80	0,78
	F ₂	5,3789	1		0	1/2	17,2	17,39	0,19	0,19
	B ₁	1,1070	1	—	1/2	1/2	12,98	16,00	3,02	10,10
	B ₂	1,203	1		1/2	1/2	20,76	18,78	1,99	4,74
Différence significative X ₃ (α = 5 %) = 12,84 < 17,83 (<i>Significant difference</i>)										
% G-M : % gousses mûres à 80 jours (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP : <i>percentage of ripe pods at 80 days</i> <i>Arc sin $\sqrt{\%}$</i>)	P ₁	0,858095	1	—	1	0	48,042	47,076	0,966	0,800
	P ₂	0,411181	1		1	0	77,729	76,778	0,951	0,372
	F ₁	0,731214	1		0	1	59,259	57,600	1,659	2,013
	F ₂	1,507302	1		0	1/2	58,166	59,764	1,598	3,850
	B ₁	0,351679	1	—	1/2	1/2	51,091	52,338	1,247	0,547
	B ₂	0,271305	1		1/2	1/2	68,904	67,189	1,715	0,798
NS Différence non significative X ₃ (α = 2,5 %) = 9,35 > 8,38 (<i>Non-significant difference</i>)										

TABLEAU VIII. — Etude de l'hérédité de la précocité : estimations ponctuelles, intervalles de confiance et tests de signification des effets génétiques de la rapidité de mise à floraison et de la dormance selon le modèle d'interactions alléliques digéniques (Mather et Jinks, 1949) — (*Study of precocity heredity : one-off estimations, confidence intervals and significance tests of the genetic effects of flowering rapidity and dormancy, according to the digenic allele interaction model — Mather and Jinks, 1949*)

	Effets génétiques (Genetic effects)		Estimations (Estimations)	Test t
L-F (jours) (log x) (E-F days log x)	d	additivité (additivity)	0,033 ± 0,003	***
	h	dominance (dominance)	0,170 ± 0,056	*
	i	add. × add. (add. × add.)	0,067 ± 0,002	*
	j	add. × dom. (add. × dom.)	—	
	l	dom × dom. (dom. × dom.)	- 0,080 ± 0,004	*

est dû à une augmentation de la variance génétique en F_3 (Tabl. IX). Les estimations de l'hérédité au sens étroit sont faibles (0,23 et 0,39).

3. — Intensité de mise à floraison (4 F).

Le nombre de fleurs produites pendant les 4 premiers jours de floraison (4 F) présente des variances résiduelles équivalentes entre les générations génétiquement homogènes (Tabl. III et IV).

TABLEAU IX. — Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations ponctuelles des héritabilités au sens large et au sens étroit, de l'hérédité réalisée et des paramètres génétiques calculés et observés dont ils dérivent — (*Study of precocity heredity : One-off estimations of broad sense and narrow sense heritability, of heritability obtained and the calculated and observed genetic parameters from which they were derived*)

	Héritabilités au sens large (<i>Broad sense heritability</i>)				Héritabilités au sens étroit (<i>Narrow sense heritability</i>)				Héritabilité réalisée (<i>Heritability obtained</i>)	Tdl (<i>Rld</i>)	Ttf calculé (<i>Calculated Rft</i>)	Ttf observé (<i>Observed Rft</i>)	G ₆ calculé (<i>Calculated</i>)	G ₆ observé (<i>Observed</i>)	
	H _E	F ₂	H _M	F ₂	H _E	F ₃	h ² ₁ (F ₃)	h ² _b (\bar{F}_3/F_2)	h ² _D (F ₂)	h ² _R (\bar{F}_3/F_2)	(%)	(%)	(%)		
S-L (jours) (<i>S-E days</i>)	0,83	0,73	0,48	0,51 ± 0,08	—	—	—	—	—	—	19	0	0	—	—
L-F (jours) (log x) (<i>E-F days log x</i>)	0,65	0,49	0,81	0,39 ± 0,07	0,23 ± 0,01	—	—	—	—	—	33	2,5	2,5	1	1
4 F (fleurs) (<i>4 F flowers</i>)	0,35	0,16	0,44	0,38 ± 0,07	0,09 ± 0,00	—	—	—	—	—	43	4	5	0,50	0,3
% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% <i>RP</i> Arc sin $\sqrt{\%}$)	0,31	0,41	0,13	0,24 ± 0,06	0,24 ± 0,04	0,41	0,223	39	1,0	1,6	0,21	0,2			

Remarques : — Les gains de sélection sont annoncés dans l'échelle de mesure d'origine

— Les cases vides correspondent à des estimations qui ne peuvent pas être obtenues dans la présente expérimentation.

(The selection gains are indicated in the original measurement scale.

The empty boxes correspond to estimations which cannot be obtained in the current experiment.)

Un effet de superdominance phénotypique se manifeste en F_1 (139 %) en faveur d'une forte intensité de mise à floraison. En F_2 la dominance phénotypique est totale (115 %).

Les hypothèses d'adéquation aux modèles d'additivité-dominance et d'interactions alléliques digéniques sont rejetées de façon hautement significative ($\alpha \geq 1\%$) (Tabl. V et VII). On admettra chez ce caractère l'existence d'interactions alléliques d'ordre supérieur à 2 ou celle d'effets de linkage entre les gènes.

En F_2 et F_3 , l'estimation des héritabilités au sens large et étroit sont faibles (respectivement 0,32 en moyenne et 0,23) (Tabl. IX). L'hérédité au sens étroit calculé à partir de la régression \bar{F}_3/F_2 (0,09) est très faible, une sélection en F_2 sera donc d'une efficacité très limitée. Une transgression en faveur d'une mise à floraison intense se manifeste en F_2 .

4. — Précocité de maturité des gousses (%^{ae} GM).

Après transformation angulaire, le pourcentage de gousses mûres par pied au 80^e jour (% GM) présente des variances résiduelles homogènes entre les générations P_1 , P_2 et F_1 (Tabl. III, IV).

Un effet de dominance phénotypique partielle se manifeste en F_1 et F_2 (94 % et 93 %) en faveur de la tardiveté.

L'hypothèse d'adéquation du modèle d'additivité-dominance est admise (Tabl. V). L'estimation ponctuelle des effets génétiques de ce modèle et le test de leur signification (Tabl. VI), indiquent que des effets d'additivité sont très hautement significatifs ($\alpha \geq 1\%$) et semblent nettement supérieurs à ceux de dominance ($\alpha \geq 5\%$).

En F_2 et F_3 , les estimations des héritabilités au sens large sont faibles (respectivement 0,36 en moyenne et 0,13) (Tabl. IX). L'estimation de l'hérédité au sens étroit en F_2 est assez faible ($h^2_D = 0,413$). Les estimations en F_3 , et par régression \bar{F}_3/F_2 , sont équivalentes et faibles (0,24) et corroborent l'hérédité réalisée ($h^2_R = 0,22$). Un faible taux de transgression en faveur de la précocité se manifeste en F_2 .

TABEAU X. — Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation environnementaux entre les paramètres de précocité (1984 au-dessus de la diagonale, 1985 en dessous) — (Study of precocity heredity : Estimations of the coefficients of environmental correlation between the precocity parameters — 1984 above the diagonal line, 1985 below)

	SL (jours) (SE days)	LF (jours) (log x) (EF days log x)	4 F (fleurs) (4 F flowers)	% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)
SL (jours) (SE days)	r_E 84	- 0,02	- 0,02	0,08
	r_E 85			
LF (jours) (log x) (EF days log x)	- 0,30		- 0,03	- 0,04
4 F (fleurs) (4 F flowers)	- 0,14	0,09		0,02
% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)	0,01	- 0,05	- 0,02	

La précocité de maturité des gousses est le seul des caractères étudiés à présenter une adéquation au modèle d'additivité-dominance. Ceci permet de lui appliquer les formules d'estimation du nombre de facteurs génétiques. Elles donnent des valeurs concordantes. Celle de Mather et Jinks (1982) indique 2,3 facteurs ; celle de Castle (1921), 1,9 facteur. On peut donc estimer que le nombre de gènes majeurs ou de groupes majeurs de gènes responsables de la différence de précocité de maturité à la récolte entre les deux variétés, est très limité.

5. — Corrélations entre les paramètres de précocité.

Les estimations des corrélations environnementales sont négligeables (Tabl. X) excepté en 1985, entre la rapidité de levée (S-L) et la rapidité de mise à floraison (L-F) (- 0,30), et l'intensité de mise à floraison (4 F) (- 0,14).

Les estimations significatives des corrélations phénotypiques en F_2 et F_3 sont faibles et peu nombreuses (Tabl. XI). Elles concernent en F_2 la rapidité de levée (S-L) avec la rapidité de mise à floraison (L-F) (- 0,17*), et cette dernière variable avec la précocité de maturité à la récolte (% GM) (- 0,25**). En F_3 , une corrélation phénotypique se manifeste entre la rapidité de levée (S-L) et l'intensité de mise à floraison (4 F) (- 0,10**). Les corrélations phénotypiques diffèrent suivant les générations.

Les estimations des coefficients de corrélation génétique au niveau des individus F_2 et F_3 (Tabl. XII) sont faibles excepté pour la rapidité de mise à floraison (L-F) avec l'intensité de mise à floraison (4 F) en F_3 (- 0,64).

Les estimations des coefficients de corrélation génétique entre les comportements moyens des familles F_3 (Tabl. XIII) sont moyennes pour les couples de variables rapidité de levée (S-L) et mise à floraison (L-F) (0,50), rapidité de levée (S-L) et intensité de mise à floraison (4 F) (0,41). Elles sont faibles pour les autres couples de caractères.

Les estimations des coefficients de corrélation génétique entre les comportements moyens des familles F_3 et ceux des individus F_2 dont ils sont issus (Tabl. XIII), sont élevées

entre la rapidité de mise à floraison (L-F) et l'intensité de mise à floraison (4 F) (- 0,73), moyennes entre la rapidité de levée (S-L) et de mise à floraison (L-F) (0,57), et entre la rapidité de levée (S-L) et la précocité de maturité à la récolte (%^{me} GM) (- 0,44). Elles sont faibles entre les autres couples de variables.

DISCUSSION

L'intérêt de cette étude génétique, outre celui de permettre de préciser le choix et la conduite des méthodes de sélection à employer dans le cas du matériel génétique utilisé, est d'inclure 2 géniteurs qui seront amenés à être parmi les plus employés dans les programmes de sélection menés sur les variétés Spanish. En effet, Chico est le géniteur le plus précoce disponible en collection et la variété 73-30 est la seule hâtive dormante existante, ce qui en fait un géniteur de dormance unique vis-à-vis des Spanish. Les conclusions de cette étude devraient donner certaines indications intéressantes pour la conduite de ces programmes de sélection avec les précautions qu'il est nécessaire de prendre lorsque les partenaires génétiques changent.

Pour la rapidité de levée (S-L), la différence de comportement entre les deux parents est extrêmement limitée bien que significative. L'intérêt de son étude génétique est donc indicative car, à partir d'un croisement entre les deux variétés, le progrès sur ce caractère lors d'une sélection en faveur de la précocité serait négligeable, surtout en l'absence de transgression favorable. Cette remarque est généralisable, la variabilité génétique disponible en collection pour ce caractère étant très réduite.

Les caractères de précocité liés à la mise à floraison présentent des effets d'additivité, de dominance et d'épistasie de type digénique dupliqué pour la rapidité de mise à floraison (L-F) et d'épistasie d'ordre supérieur à 2 pour l'intensité de mise à floraison (4 F). Par contre, le pourcentage de gousses mûres par pied à 80 jours, qui constitue le caractère de référence adopté ici pour la précocité de maturité à la récolte, se limite à des effets génétiques d'additivité et de dominance.

TABLEAU XI. — Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation phénotypique entre les paramètres de précocité (F_2 au-dessus de la diagonale, F_3 en dessous) — (Study of precocity heredity : Estimations of the coefficients of phenotypical correlation between the precocity parameters — F_2 above the diagonal line, F_3 below.)

	SL (jours) (SE days)	LF (jours) (log x) (EF days log x)	4 F (fleurs) (4 F flowers)	% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)
SL (jours) (SE days)	$r_p F_2$	- 0,17 (ddl = 199) (df = 199)	0,02 (ddl = 199) (df = 199)	0,04 (ddl = 187) (df = 187)
LF (jours) (log x) (EF days log x)	0,02 (ddl = 909) (df = 909)	NS	0,13 (ddl = 199) (df = 199)	- 0,25 (ddl = 187) (df = 187)
4 F (fleurs) (4 F flowers)	- 0,10 (ddl = 909) (df = 909)	**	- 0,03 (ddl = 909) (df = 909)	0,10 (ddl = 187) (df = 187)
% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)	- 0,06 (ddl = 766) (df = 766)	NS	- 0,02 (ddl = 766) (df = 766)	NS

TABLEAU XII. — Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des individus F_2 et F_3 (F_2 au-dessus de la diagonale, F_3 en dessous) — (Study of precocity heredity : Estimations of the coefficients of genetic correlation between the precocity parameters in F_2 and F_3 individuals — F_2 above the diagonal line, F_3 below.)

	SL (jours) (SE (days))	LF (jours) (log x) (EF (days) log x)	4 F (fleurs) (4 F (flowers))	% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)
SL (jours) (SE days)	$r_G F_3$	- 0,23	0,02	0,07
LF (jours) (log x) (EF days log x)	- 0,27		- 0,30	- 0,34
4 F (fleurs) (4 F flowers)	- 0,31	- 0,64		0,32
% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)	- 0,15	0,01	0,40	

L'étude des corrélations génétiques en F_2 et F_3 indique une absence de liaison génétique entre : la rapidité de levée (S-L) et la précocité de maturité à la récolte (% GM), et une faible liaison entre ce dernier caractère et l'intensité de mise à floraison (4 F). Il s'agit donc de caractères génétiquement indépendants ou très peu liés. De plus, la précocité de maturité à la récolte étant la résultante de l'ensemble des composantes de la précocité (Khalfaoui, 1990), l'absence de corrélation phénotypique entre : la précocité de maturité à la récolte, la rapidité de levée et l'intensité de mise à floraison,

indique que les caractères de levée et de mise à floraison n'interviennent pas de façon déterminante dans la précocité de maturité des gousses à la récolte.

L'indépendance génétique entre la précocité de maturité des gousses et la précocité de levée et de mise à floraison, semble confirmée par le fait que le conditionnement génétique complexe des caractères de précocité de levée et de mise à floraison ne s'exprime pas au niveau de l'hérédité du pourcentage de gousses mûres par pied au 80^e jour. Ce dernier argument en faveur de l'indépendance génétique de

TABLEAU XIII. — Etude de l'hérédité de la précocité : Estimations des coefficients de corrélation génétique entre les paramètres de précocité au niveau des familles F_3 et des individus F_2 ($r_G F_3$ au-dessus de la diagonale ($ddl = 51$), $r_G F_3/F_2$ en dessous) — (*Study of precocity heredity. Estimations of the coefficients of genetic correlation between the precocity parameters in the F_3 families and the F_2 individuals — $r_G F_3$ above the diagonal line ($ddl = 51$), $r_G F_3/F_2$ below.*)

	SL (jours) (SE days)	LF (jours) (log x) (EF days log x)	4 F (fleurs) (4 F flowers)	% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)
SL (jours) (SE days)	$r_G \bar{F}_3$	$0,50 \pm 0,12$ **	$-0,41 \pm 0,13$ **	$-0,11 \pm 0,14$ NS
LF (jours) (log x) (EF days log x)	$0,57 \pm 0,13$		$-0,25 \pm 0,14$ NS	$0,02 \pm 0,14$ NS
4 F (fleurs) (4 F flowers)	$-0,29 \pm 0,57$	$-0,73 \pm 0,32$		$0,29 \pm 0,14$ *
% GM (Arc Sin $\sqrt{\%}$) (% RP Arc sin $\sqrt{\%}$)	$-0,44 \pm 0,25$	$0,02 \pm 0,20$	$0,41 \pm 0,30$	

ces caractères est à considérer avec prudence, car il est fréquent de constater que les composantes d'un caractère présentent un conditionnement génétique plus complexe que le caractère lui-même. Ces caractères étaient associés chez les variétés parentales Chico et 73-30. Les gènes qui les gouvernent seraient par conséquent différents et liés par des effets de linkage négligeables. La rapidité de levée ne peut pas constituer un test précoce de la précocité de maturité des gousses à la récolte. Le suivi de la mise à floraison, notamment son intensité, ne constituera pas un bon prédicteur de la précocité à la récolte. Son utilisation sera donc limitée à la réalisation d'un premier choix dans des effectifs importants.

Il est probable que cette absence de liaison génétique a pu être mise en évidence du fait de la faible variabilité génétique entre les deux variétés parentales, pour les caractères de précocité de levée et de mise à floraison, par rapport à leur variabilité génétique importante pour la précocité de maturité des gousses. Si la variabilité génétique des caractères de levée et de mise à floraison avait été plus importante, une corrélation physiologique se serait imposée qui aurait masqué l'indépendance génétique.

La liaison étroite entre le pourcentage de gousses mûres à 90 jours et les caractères de rapidité et d'intensité de mise à floraison chez les 8 variétés représentatives de la collection étudiées précédemment (Khalfaoui, 1990), indique que les caractères de floraison sont favorables à la précocité des génotypes. Dans ce cas, la liaison est due : soit à l'existence de liaisons génétiques qui s'expriment au niveau de cette variabilité génétique importante, soit à l'action de la pression de sélection naturelle qui les a associé dans les mêmes génotypes sans imposer de liaison génétique.

Lors d'une sélection en faveur de la précocité, il s'agira d'associer ces caractères en maintenant une pression de sélection sur chacun d'eux. L'existence de corrélations génétiques entre les caractères de mise à floraison, notamment au niveau individuel en F_2 et F_3 et au niveau du comportement moyen des familles, facilitera cette tâche. Les héritabilités des caractères de floraison sont faibles, les gains de sélection

sont limités. Au cours des premières générations après une hybridation, une sélection sur ces caractères devrait être basée sur le comportement moyen des familles plutôt que sur les performances individuelles.

Les caractères de précocité à la levée et à la mise à floraison ne sont pas déterminants au niveau individuel pour la précocité de maturité à la récolte. Ce sont donc les autres composantes de la précocité, mises en évidence précédemment (Khalfaoui, 1990), et qu'il n'a pas été possible de suivre dans cette étude, qui sont déterminantes :

- La durée de la phase de floraison linéaire et d'arrêt de la floraison ;
- La durée de maturation de la gousse à partir de la fleur

Ces caractères sont génétiquement simples et commandés par un nombre très limité de facteurs génétiques.

Malgré cette simplicité génétique, les héritabilités au sens large du pourcentage de gousses mûres à 80 jours sont faibles, ce qui est dû à un effet environnemental important, comme l'indique la part importante de la variance phénotypique due au milieu, estimée à partir des variances parentales et de la F_1 sur les 2 années d'étude. Les héritabilités au sens étroit sont faibles, notamment celles calculées par régression des performances des lignées F_3 sur celles des plantes F_2 . Ce caractère satisfait au modèle génétique d'additivité-dominance, il est donc possible de décomposer la régression \bar{F}_3/F_2 en fonction des variances des effets génétiques et environnementaux suivant les formules de Mather et Jinks (1982) :

$$h_b^2(\bar{F}_3/F_2) = b_{F_3/F_2} = \frac{\text{Cov } \bar{F}_3/F_2}{V_{F_2}} = \frac{D + 1/4 H}{D + 1/2 H + EW}$$

$b_{\bar{F}_3/F_2}$ étant faible, les effets de dominance ou environne-

mentaux sont importants. Dans l'étude des effets génétiques pour ce caractère, nous avons montré que les effets de dominance étaient significatifs, mais faibles. C'est donc la part de la variance phénotypique due au milieu qui est responsable de la faible héritabilité au sens étroit. Cette faiblesse peut avoir une deuxième cause : malgré l'homogénéité statistique des variances résiduelles parentales entre les 2 années d'étude, la variance estimée due à l'environnement varie de 30 % d'une année à l'autre. De plus, il se produit entre les deux années un changement d'échelle maximum-minimum entre la F_2 (20 % à 100 %) et la F_3 (0 % à 100 %), et entre les variétés parentales (73-30 : 20 % à 81 % en 1984, 6 % à 91 % en 1985, Chico : 73 % à 100 % en 1984, 62 % à 100 % en 1985). Ces constatations semblent indiquer une certaine modification de la variance environnementale entre les 2 années qui peut être responsable d'un biais dans le calcul de l'héritabilité au sens étroit par la régression \bar{F}_3/F_2 . Dans ce cas de biais, Frey *et al.* (1957) et Turner *et al.* (1969) recommandent de considérer le coefficient de corrélation descendants-parents comme mesure de l'héritabilité. Sa

valeur est ici de $0,74 \pm 0,09$, ce qui indique une bonne héritabilité. En effet, l'existence d'un coefficient de corrélation élevé (0,74) associé à un coefficient de régression assez faible mais positif (0,24), indique que les descendances F_3 les plus précoces à la récolte proviennent bien de certaines plantes F_2 les plus précoces (Fig. 1). Cette bonne héritabilité devrait permettre d'obtenir des progrès génétiques très significatifs par sélection généalogique à partir d'un croisement entre les deux géniteurs.

Le nombre estimé de facteurs génétiques responsables de la différence de précocité à la récolte entre Chico et la variété 73-30 est très faible, entre 2 et 3. Ce résultat est compatible avec l'étude d'Holbrook *et al.*, 1988 qui, à partir de la génération F_2 d'un croisement entre Chico et une variété Virginia extrêmement tardive, estime entre 4 et 6 le nombre de gènes conditionnant la distribution observée. Il est également corroboré par le gain de précocité spectaculaire obtenu par Quiu Quing *et al.* (1989) à l'aide de la mutagenèse qui n'est efficace que chez les caractères conditionnés par un faible nombre de gènes majeurs.

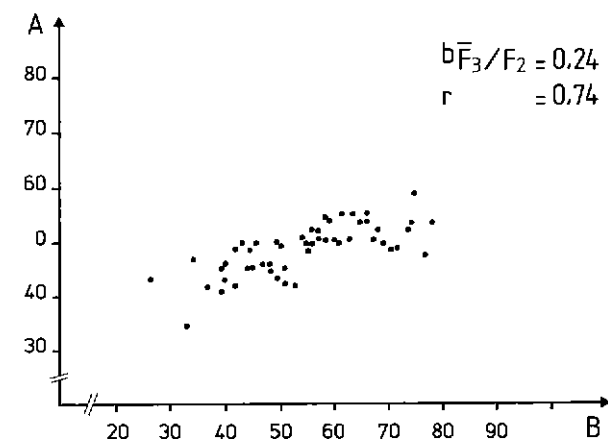


FIG. 1 — Pourcentages moyens de gousses mûres à la récolte des familles F_3 en fonction de ceux des plantes mères F_2 (Arc Sin $\sqrt{\%}$). — (Mean percentages of ripe pods at the time of harvest for the F_3 families depending on those of the F_2 mother-plants-Arc Sin $\sqrt{\%}$.)

A = Pourcentage moyen de gousses mûres à la récolte des familles F_3 — (Mean percentages of ripe pods at the time of harvest for the F_3 families)
B = Pourcentage de gousses mûres à la récolte des plantes mères F_2 — (Percentage of ripe pods at the time of harvest for F_2 mother-plants.)

CONCLUSION

Dans le cas de la variété 73-30 et Chico, la précocité de maturité des gousses à la récolte est un caractère génétique de complexité limitée, déterminé par un faible nombre de facteurs génétiques à effets essentiellement additifs. Le faible nombre de facteurs génétiques intervenant dans la différence de précocité de maturité des gousses entre les variétés Chico et 73-30, a permis l'adoption d'une méthode de sélection par rétro-croisements. Elle vise à transférer les allèles de précocité de maturité des gousses de la variété Chico à la variété 73-30. Les rétro-croisements sont effectués en F_3 . Afin de tenir compte du risque de perte de ces allèles au cours des rétro-croisements successifs, la génération F_2 du 2° rétro-croisement, dont le degré d'isogénéisation par rapport à la variété récurrente est déjà élevé (88 % en probabilité), est le point de départ d'une sélection généalogique. Les estimations des héritabilités au sens large et étroit étant limitées, cette sélection généalogique est basée sur un choix sur apparentés.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BADAMIV K. (1923) — Hybridization work on groundnut. In: Agric. Dept. Report for 1922-1923, Mysore, India, 29-30.
- [2] BADAMI V. K. (1928) — *Arachis hypogaea* (The groundnut). Ph. D. Thesis, Cambridge (Eng.). Univ. Library Inheritance studies, 297-374.
- [3] CAHANER A., HILLEL J. (1980) — Estimating heritability and genetic correlation between traits from generation F_2 and F_3 of self-fertilizing species: a comparison of three methods. *Theor. Appl. Genet.*, **58**, 33-38.
- [4] CASTLE W. I. E. (1921) — An improved method of estimating the number of factors concerned in cases of blending inheritance. *Science*, N.S., **54**, 233.
- [5] DEMARLY Y. (1977) — *Génétique et amélioration des plantes*. Ed. Masson, Paris, 287 p.
- [6] DREXLER J. S., WILLIAMS E. J. (1979) — A non destructive method of peanut pod maturity classification. *Proc. Amer. Peanut Res. and Educ. Soc.* **11**, 57, Abstr.
- [7] ECOCHARD R., HUET J. (1961) — Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le blé I. Application expérimentale. *Ann. Amélior. Plantes*, **11** (1), 25-59.
- [8] EMERY D. A., GUPTON C. L., HEXAM R. O. (1966) — Indexing the maturation of varietal and segregating population of Virginia type peanuts. *Proc. Fourth National Peanut Res. Conf.*, July 1966, Tifton, GA, 25-30.
- [9] FALCONER D. S. (1961) — *Introduction to quantitative genetics*. Oliver & Boyd, ed., Edinburgh & London, 365 p.
- [10] FREY K. J., HORNER T. (1957) — Heritability in standard units. *Agron. J.*, **49**, (2), 59-63.
- [11] GILMAN D. F., SMITH O. D. (1977) — Internal pericarp color as a subjective maturity index for peanut breeding. *Peanut Sci.*, **4**, 67-70.
- [12] GUPTON C. L., EMERY D. A. (1970) — Heritability estimates of the maturity of fruit from specific growth periods in Virginia type peanuts. *Arachis hypogaea L. Crop Sci.*, **10**, 127-129.
- [13] GUTHRIE D. A., SMITH E. L., Mc NEW R. W. (1984) — Selection for High and low grain protein in six winter wheat crosses. *Crop Sci.*, **24**, 1097-1100.
- [14] HASSAN M. A. (1964) — Genetic, floral biological and maturity studies in groundnut. M. Sc. thesis, Ranchi Agric. Coll., Ranchi Univ. Kunte, Ranchi, India.
- [15] HOBROOK C. C., KVIEN C. S., BRANCH W. D. (1988) — Genetic control of maturity in peanut. In: *Actes APRES meeting*, July 1987, Orlando, USA, 15 p.
- [16] KHALFAOUI J.-L., ANNEROSE D. (1987) — Création variétale d'arachide adaptée aux contraintes pluviométriques des zones semi-arides. In: *Actes du symposium « Agrométéorologie de l'arachide »*. ICRI SAT, OMN. FAO, août 1985, Niamey, 127-134.
- [17] KHALFAOUI J.-L. (1990) — Etude des composantes de la précocité chez l'arachide. *Oléagineux*, **45**, (2), 81-87.
- [18] LUSH J. L. (1945) — *Animal breeding plans*. Iowa State College Press, ed. **3**, 443 p.

- [19] MAHMUD I., KRAMER H. H. (1951). — Segregation for yield and maturity following a soybean cross. *Agron. J.*, **43**, 605-609.
- [20] MATHER K., JINKS J. L. (1982). — Biometrical genetics Chapman & Hall Ltd, London, 396 p.
- [21] MOHAMMED J., WYNNE J. C., RAWLINGS J. O. (1978). — Early generation variability and heritability estimates in crosses of virginia and spanish peanuts. *Oléagineux*, **33**, (2), 81-86.
- [22] NIGAM S. N., DWIVEDI S. L., GIBBONS R. W. (1980). — Groundnut breeding at ICRISAT. In: *Proceeding of the Int. Workshop on Groundnut*, Oct. 1980, Patancheru, 62-70.
- [23] PARKER R. C., WYNNE J. C., EMERY D. A. (1970). — Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. I — Seedling responses in controlled environment. *Crop Sci.*, **10**, 429-432.
- [24] PATEL J. S., JOHN C. M., SESHADI C. R. (1936). — The inheritance of characters in the groundnut *Arachis hypogaea* L. *Proc Indian Acad. Sci.*, **3**, 214-233.
- [25] PATTEE H. E., JOHNS E. B., SINGLETON A., SANDERS T. H. (1974). — Composition changes of peanut fruit part during maturation. *Peanut Sci.*, **1**, 57-62.
- [26] PATTEE H. E., WYNNE J. C., YOUNG J. H., COX F. R. (1976). — The seed/hull weight ratio as a simple maturity index. *Peanut Sci.*, **4**, 47-50.
- [27] PEARSON J. L., HOLADAY C. E., BUTLER J. L., WILLIAMS E. J., TROEGER J. M. (1973). — Objective determination of optimum harvest maturity. *J. Amer. Peanut Res. and Educ. Assoc.*, **5**, p. 197, Abst.
- [28] QIU QUING SHU, LU RONG RONG, YU SHAN LIN J., DUAN SHU FEN (1990). — Sélection et développement d'une variété d'arachide précoce. *Luhva 6 Oléagineux*, **45**, (3), 131-134.
- [29] QUINBY J. R. (1967). — The maturity genes of sorghum. *Adv. in Agron.*, **19**, 267.
- [30] REEVE E. C. R. (1955). — The variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, **11**, 357-374.
- [31] ROBINSON H. F., COMSTOCK R. E., HARVEY P. H. (1949). — Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. *Agro J.*, **41**, 353-359.
- [32] SANDERS T. H., SCHUBERT A. M., PATTEE H. E. (1982). — Postharvest physiology and methodologies for estimating maturity. In: *Peanut Science and Technology*. H. E. Pattee, C. T. Young, eds., APRES.
- [33] SCHERTZ K. J. (1970). — Single height-gene effects in doubles haploid *Sorghum bicolor* L. Moench. *Crop Sci.*, **10**, 531-534.
- [34] SMITH H. H. (1950). — Fixing Transgressive vigor in *Nicotiana rustica*. *Genetics*, **35**, 692.
- [35] TAI P. Y. P., YOUNG C. T. (1977). — Inheritance of dry matter deposition and arginine in maturing peanuts *Arachis hypogaea* L. *Peanut Sci.*, **4**, 1-6.
- [36] TAILLIS G. M. (1959). — Sampling errors of genetic correlation coefficients calculated from analyses of variance and covariance. *Austr. J. Statist.*, **1**, 35-43.
- [37] TURNER H. N., YOUNG S. S. Y. (1969). — Quantitative genetics in sheep breeding. Ithaca, Cornell University Press, N. Y.
- [38] WARNER J. A. (1982). — A method for estimating heritability. *Agron. J.*, **44**, 427.
- [39] WYNNE J. C., EMERY D. A., RICE P. W. (1970). — Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. II — Field performance of F_1 hybrids. *Crop Sci.*, **10**, 713-715.
- [40] WYNNE J. C., RAWLING J. O., EMERY D. A. (1975). — Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. III — Generation of intra and interspecific crosses. *Peanut Sci.*, **2**, 50-54.
- [41] YOUNG C. T., MASON M. E. (1972). — Free arginine content of peanuts (*Arachis hypogaea* L.) as a measure of seed maturity. *J. Food Sci.*, **37**, 722-725.

SUMMARY

Heredity of extreme precocity in the case of a cross between two Spanish groundnut varieties.J. L. KHALFAOUI, *Oléagineux*, 1990, **45**, N° 10, p. 419-436

A genetic study was carried out on F_1 and F_2 progenies and backcrosses of a cross between an early variety (73-30 : 95 days) and a very early variety (Chico : 75 days). It showed that the flowering components (flowering rapidity and intensity) are distinct characters in which dominance and epistasis effects play an important role. There is correlation between them, but they are independent of pod ripening precocity, for which they could not be used as an early test in segregated germplasm. Pod ripening precocity is determined by the duration of intense flowering and the time taken for the ripe pod to form from the fertilized flower. Pod ripening precocity is a character governed by a small number of genetic factors with genetic effects that are essentially additive, but also dominant (secondary dominance). Despite this limited genetic complexity, broad sense and narrow sense heritability are low due to substantial environmental effects on phenotypical expression.

RESUMEN

Herencia de la precocidad extrema en el caso de un cruzamiento entre dos variedades de maní Spanish.J. L. KHALFAOUI, *Oléagineux*, 1990, **45**, N° 10, p. 419-436

Un estudio genético se realiza en la base de las descendencias F_1 , F_2 y de los retrocruzamientos de un cruzamiento entre una variedad temprana (73-30 : 95 días) con una variedad muy temprana (Chico : 75 días), llegando a mostrar que los componentes de inicio de la floración (rapidez e intensidad de inicio de la floración) constituyen caracteres distintos en los que la parte de los efectos de dominancia y de epistasia es importante. Tales caracteres distintos muestran una correlación entre sí, pero son independientes de la precocidad de madurez de los frutos, y no podrán constituir una prueba precoz de esta precocidad de madurez para un material genético mantenido aislado. La precocidad de madurez de los frutos depende de la duración de la floración intensa y del tiempo que el fruto necesita para madurar desde la flor recundada. La precocidad de madurez de los frutos es un carácter que depende de un número reducido de factores genéticos de efectos genéticos principalmente aditivos, y de modo secundario, de efectos de dominancia. No obstante esta complejidad genética limitada, las hereditabilidades en sentido amplio y estrecho están reducidas, debido a un efecto importante del medio ambiente en la expresión fenotípica.

Heredity of extreme precocity in the case of a cross between two Spanish groundnut varieties

J. L. KHALFAOUI (1)

INTRODUCTION

In hot, tropical, semi-arid zones, early varieties reveal genetic

(1) IRHO/CIRAD, on secondment to the Senegalese Agricultural Research Institute (ISRA) CNRA Bambey, Senegal

variability as regards cycle length ranging from 75 to 100 days. They belong to the Spanish botanical variety.

Only one variety with a good agricultural performance and a cycle under 90 days seems to be available at the moment (Qiu Quing, 1990). Obtaining such varieties is currently one of the main priorities in numerous groundnut producing countries in the semi-arid zone,

especially along the northern fringes of the Sudan-Sahelian region, which has been faced with very severe shortening of its rainy season for the last fifteen years or so (Khalfaoui, 1987).

Given its indeterminate flowering and the amount of time taken for the pods to form and ripen, a groundnut plant has fruits at all stages of ripening at harvest time. The curve for daily flowering against time, which reaches a peak and then decreases, shows that the proportion of ripe pods per plant increases over time without ever reaching total production. It has been established (Sanders, 1982) that unripe pods depreciate groundnut harvests, precocity is therefore defined as the ability of a genotype to form fruits rapidly, with the highest possible proportion of ripe fruits.

Different precocity assessment methods are used for groundnut. A distinction is made between two different types of selection techniques: non-destructive methods for comparing plants from segregated generations obtained from cross and destructive methods or methods necessitating a certain number of individuals per genotype, which are reserved for advanced families.

The non-destructive reference method is based on determination of the percentage of ripe pods compared to the total number of pods formed, at a given time after sowing. Generally speaking, the ripeness threshold adopted for a plant or variety is 75 % ripe pods.

The cycle is then evaluated as the number of days' growing time to reach this percentage, which is determined by examining the inner surface of the shell (pericarp) (Pattee *et al.*, 1974), or the shell's internal tissue (mesocarp) (Drexler *et al.*, 1979), which changes colour and blackens as the pod ripens, making it possible to class each pod as ripe or unripe.

Other ripeness assessment methods involve both the seeds and the pods (Emery *et al.*, 1966; Pearson *et al.*, 1973; Young *et al.*, 1972; Gilman *et al.*, 1977; Pattee *et al.*, 1976) (Table I).

Certain methods are based on monitoring the characters involved in precocity hence which are assumed to be in correlation with the percentage of ripe pods at harvest time. This is the case with flowering characters, such as:

- number of days for n flowers to be produced
($n = 1$ or 25 or 50, etc.)
- number of days for x % of the plants to flower
($x = 50$ % or 75 %).

Little is known about cycle length heredity in groundnut. There is very little information on this in the available literature and much lacks details about the origins of crosses, methods used and results.

According to Badami (1923, 1928), the late character is dominant over the early character and a major gene differs between the Virginia and Spanish varieties. Patel *et al.* (1936) and Hassan (1964) obtained partial phenotypical dominance for lateness. Nigam *et al.* (1986) reported that in a programme to obtain very early varieties, crosses were seen where the earliness character was dominant. Earliness is evaluated as the number of days required for 75 % of the plants to flower. Tai *et al.* (1977) reported varying phenotypical dominances for nine crosses between 6 parents — Virginia Spanish and Valencia in the F_2 generation — depending on the cross in question. Maturity is assessed through the quantitative analysis of free arginine in the seeds. There are transgressions beyond the latest parent for most of the crosses. However, they only occur for two crosses this side of the earliest parent: Virginia \times Spanish and Virginia \times Virginia. Broad sense heritability estimates vary from 60 to 90 %. They estimate that two genetic factors determine the character, with the involvement of minor genes. Holbrook *et al.* (1988) studied mesocarp and pod coloration on F_2 plants from a cross between the Chico variety (very early Spanish) and an extremely late Virginia variety. They observed total phenotypical dominance in favour of lateness in F_1 and a lack of dominance in F_2 . They estimate that the number of genes responsible for distribution in F_2 is between 4 and 5. In a cross between two Virginia types, Gupton *et al.* (1970) obtained high broad sense and narrow sense heritability in F_4 and F_5 by measuring maturity through oil colorimetry. Gibori *et al.* (1978) observed quite high narrow sense heritability ($h^2 = 0.62$) in a 9×9 diallel between Virginia, Spanish and Valencia in generations F_2 . Only the additive effects showed up significantly. Mohammed *et al.* (1978) studied the pod ripeness index in F_2 and F_3 generations of crosses between a Virginia and two Spanish varieties and obtained quite high broad sense heritability (between 46 and 70 %) and low narrow sense heritability (between 20 and 35 %) by regression between the two generations. Parker *et al.* (1970) studied a 6×6 diallel between Virginia, Spanish and Valencia. The general combining ability effects are significant for emergence precocity, opening of the first leaf on the main branch and start of flowering. On the other hand, the specific combining ability effects are only significant for flowering rapidity. The last result is also reported in a similar study on F_1 and F_2 generations by

Wynne *et al.* (1970, 1971). Parker *et al.* (1970) observed no general and specific maternal effect. Likewise, Tai *et al.* (1977) and Holbrook *et al.* (1988) obtained no significant difference between the F_2 generations of two reciprocal crosses between Spanish varieties. On the other hand, Dhery (personal communication) estimated that the Tifspan variety (Spanish), used as the female, transfers a gain in precocity to its progeny, compared to the reciprocal cross, which is maintained throughout the generations.

These data seem to indicate:

1. A tendency towards lateness allele dominance in a large number of crosses. Cases of precocity allele dominance are rare.
2. Quite good heritability of precocity characters
3. A preponderance of additive type genetic effects.

This corroborates the empirical opinion widespread among groundnut breeders, who consider that precocity is a character with relatively simple heredity, as in numerous species.

Selection programmes designed to obtain early groundnut varieties of good agricultural and technological quality have been conducted with pedigree or bulk breeding from single crosses between two parent varieties. Qui Qing *et al.* (1989) reported on original work involving genetic improvement of precocity by mutagenesis. Using an early variety with good agricultural qualities, this work gave rise to a variety, Baisha 1016, which offers a good agricultural performance with better precocity than the Chico variety, which was until then the earliest groundnut variety (75 days). This is a remarkable result, since the authors would appear to have increased the original genetic variability of cultivated groundnut.

MATERIAL AND METHODS

1. — Germplasm.

The germplasm used in the precocity heredity study is indicated in Table II.

2. — Genetic models.

2.1. — Study of genetic effects.

A study of the genetic effects governing expression of the character was conducted using quantitative genetics models drawn up by Mather and Jink (1982). The advantage offered by these models is that they follow on from each other in the increasing complexity of the parameters taken into account and the decreasing number of basic hypotheses. The first two models were tested: the additivity-dominance model and the digenic interaction model. Their basic hypotheses, which are relatively restrictive from a statistical and biological point of view, were accepted, i.e.: normal distribution of phenotypical values, random variance due to the equivalent medium whatever the genotype, absence of interaction between the genotypes and the environments, and finally, absence of linkage effect between the genes governing the character.

Phenotypical dominance in F_1 and F_2 is assessed by the deviation, expressed as a percentage, from the mean phenotypical value of F_2 compared to the mean of that of the parents.

2.2. — Heritability

Broad sense heritability in F_2 and F_3 is assessed using the Mahmud *et al.* method (1951):

$$H_{eFg} = \frac{\text{Genotypical variance}}{\text{Phenotypical variance}} = \frac{V_{Fg} - V_e}{V_{Fg}}$$

where

$$Fg = F_2 \text{ ou } F_3$$

$$V_{Fg} = Fg \text{ within-block variance}$$

$$V_e = 1/2(V_{P_1} - V_{P_2})$$

where P_1 and P_2 = Parent 1 and Parent 2.

Narrow sense heritability (Lush, 1945 and others) is assessed using 3 methods:

— Smith (1950), Warner (1952) if the character is determined by additivity-dormancy genetic effects:

$$h_D^2 = \frac{1/2 D}{V_{F_2}}$$

where D = Genetic variance due to additive effects

$$1/2 D = 2 V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})$$

— Lush (1945), Robinson *et al.* (1949)

$$h_b^2 = b_{F_3/F_2} = \frac{Cov_{F_3/F_2}}{V_{F_2}} \text{ (coefficient of regression)}$$

where b_{F_3/F_2} = Coefficient of regression between the mean performances of F_3 progenies and those of F_2 plants from which they were obtained.

The standard error of this estimation is calculated using the Falconer method (1961)

— Falconer (1961)

$$h_i^2 = 3/2 \frac{V_{BF_3}}{V_{BF_3} + V_{WF_3}}$$

(coefficient of within category correlation)

where V_{BF_3} = F_3 between-family variance
 V_{WF_3} = F_3 within-family variance

The 3/2 factor is applied to the within-category coefficient so as to reduce the bias it induces in the narrow sense heritability estimation (Cahamer *et al.*, 1980). The standard error of this estimation is calculated using the Falconer method (1961).

The heritability obtained is calculated using the Guthrie *et al.* method (1984).

$$h_R^2 = \frac{\bar{F}_3 \text{ sup} - \bar{F}_3 \text{ inf}}{\bar{F}_2 \text{ sup} - \bar{F}_2 \text{ inf}}$$

where

$\left. \begin{array}{l} \bar{F}_3 \text{ sup} \\ \bar{F}_3 \text{ inf} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{phenotypical means of the } F_3 \text{ individuals} \\ \text{obtained from the 10 \% } F_2 \text{ superior} \\ \text{inferior} \end{array} \right\}$

where

$\left. \begin{array}{l} \bar{F}_2 \text{ sup} \\ \bar{F}_2 \text{ inf} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{phenotypical means of individuals} \\ \text{the 10 \% } F_2 \text{ superior} \\ \text{inferior} \end{array} \right\}$

2.3. — Rate of legitimate discrimination, rate of favourable transgression and genetic progress expected.

The rates of legitimate discrimination (Rld) and favourable transgression (Rft) are assessed in F_2 (Ecochard *et al.*, 1961)

$$Rld = 1/2 \sqrt{1 - H_{F_2}}$$

$$Rft = Prob \left(x > \frac{|\bar{P}_2 \pm 2 \sqrt{V_E - \bar{F}_2}|}{\sqrt{V_{F_2}}} \right)$$

where V_E = residual variance, from the variance analysis of the parents.

\bar{P}_2 = mean of the favourable parental generation
 \bar{F}_2 = mean of the F_2 generation.

The expected selection gain is assessed using the Falconer method (1961)

$$Gs = K \cdot \sqrt{V_{F_2} \cdot h_b^2}$$

where K = the coefficient determined by selection pressure taken to equal Rld.

2.4. — Correlation between characters.

The coefficients of environmental, phenotypical and genetic correlation between the precocity parameters are estimated for the different generations using the following formulae :

— The coefficient of environmental correlation between two characters x and y is calculated from the coefficients of correlation between these two characters in the parental individuals :

$$r_e = 1/2[r_{P_1}(x, y) + r_{P_2}(x, y)]$$

where

$$r_{P_1 \text{ or } P_2}(x, y) = \frac{Cov_{P_1 \text{ or } P_2}(x, y)}{\sqrt{V_{P_1 \text{ or } P_2}(x) V_{P_1 \text{ or } P_2}(y)}}$$

— The coefficient of phenotypical correlation between 2 characters x and y is calculated on individuals from generations F_2 and F_3 .

$$r_{PF_2} = \frac{Cov_{F_2}(x, y)}{\sqrt{V_{F_2}(x) V_{F_2}(y)}}$$

— The coefficient of genetic correlation between 2 characters x and y is calculated using 3 methods :

a) From individuals in generations F_2 and F_3

$$r_{GF_2} = \frac{Cov_{F_2}(x, y) - Cov_P(x, y)}{\sqrt{[V_{F_2}(x) - V_e(x)][V_{F_2}(y) - V_e(y)]}}$$

where

$$Cov_P(x, y) = 1/2[Cov_{P_1}(x, y) + Cov_{P_2}(x, y)]$$

$$V_e(x, y) = 1/2[V_{P_1}(x, y) + V_{P_2}(x, y)] \text{ (Ecochard, 1961)}$$

b) From the means of the families in generation F_3 .

$$r_{GF_3} = \frac{Cov_{BF_3}(x, y)}{\sqrt{V_{BF_3}(x) V_{BF_3}(y)}}$$

The standard error in this estimation of genetic correlation is calculated using the Taillis method (1959).

c) From the means of F_3 families and F_2 plants from which they were obtained (Hazel, 1943)

$$r_{GF_{3/F_2}} = \sqrt{\frac{(r_{F_3}(x)/F_2(y))(r_{F_3}(y)/F_2(x))}{(r_{F_3}(x)/F_2(x))(r_{F_3}(y)/F_2(y))}}$$

The standard error for this genetic correlation estimation is calculated using the Reeve method (1955)

2.5. — Number of genetic factors.

The number of genetic factors corresponds to the number of major genes (« Linkats » according to Demarly, 1977) that determine the difference in performance between the two parental varieties for the character considered

Mather and Jinks (1982), and Castle (1921) drew up formulae enabling estimation of the number of genetic factors involved in the performance difference between the two pure families

$$\text{Castle : } K = 1/8 \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{(V_{F_2} - V_{F_1})}$$

$$\text{Mather and Jink : } K = 1/4 \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)}{D}$$

$$\text{where : } D = 4 V_{F_2} - 2(V_{B_1} + V_{B_2})$$

They are based on the hypotheses of the additivity-dominance model of Mather and Jinks (1982), mentioned above, to which a further three hypotheses are added :

1. The absence of linkage effect between the genes.
2. The genes have equal effects on character expression.

Biologically speaking, this hypothesis is not very realistic, as shown, for example, by genetic control of maturity (Quinby, 1967) and of height (Schertz, 1970) in sorghum. Nonetheless, we would accept this hypothesis by approximation.

3. Alleles with comparable effects are associated with each other in the same parents.

This hypothesis can be accepted without any great risk if the difference in performance between the parents is substantial and determined by a small number of genetic factors.

The hypotheses on which the formulae for determining the number of genetic factors are based are biologically very restrictive. The realism of these formulas can therefore be questioned. Nonetheless, they are of use to breeders insofar as, if they all indicate a small number of genetic factors, it is highly probable that this number will be very limited.

3. — Experimental protocol.

3.1. — Statistical design.

In 1984, generations P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , B_1 and B_2 were sown in 5 randomized blocks.

Each block contains :

- 1 row of each of the genotypically homogeneous generations P_1 , P_2 , and F_1 ;
- 4 rows of segregated generation F_2 ;
- 1 single row of genetically heterogeneous generations B_1 and B_2 . The quantity of seeds available made it impossible to use more plants, which would have given a better idea of genetic variability as regards within-plot variance.

Each row contains 12 plants, and 2 border plants which are not included in the study. Out of the 12 plants, 10 surrounded by 4 neighbours are studied. Spacing is 50 cm \times 50 cm.

In 1985, generations P_1 , P_2 and F_3 were sown in 3 randomized blocks. The quantity of F_3 seeds available limited the number of replications, hence the accuracy of the statistical design.

Each block comprises :

- 8 rows of each of the genetically homogeneous generations P_1 and P_2
- 52 rows of the segregated generation F_3 , at a rate of one F_3 progeny per row. Each of the 52 F_3 progenies is spread over the 3 replications. They come from 52 F_2 plants chosen so as to cover the range of precocity existing in F_2 , assessed from the percentage of ripe pods at the time of harvest.

Each row contains 7 plants and 2 border plants, which were not included in the analysis. Spacing is 50 cm \times 50 cm.

The numbers of plants from the generations in the study are not the same because some of the individuals died during the experiment and because a larger number of individuals from generations F_2 and F_3 , which are more genetically diversified than the parental and F_1 generations, were studied. The residual variances and the variation in the means for the different generations are not therefore estimated with the same accuracy. Hence, during statistical analysis of the models, these means will be weighted by the inverse of their variance, using the method proposed by Mather and Jinks (1982).

3.2. — Precocity criteria

The precocity parameters studied were selected from the study of precocity components (Khalfaoui, 1990) and in accordance with the possibilities of individual and non-destructive evaluation.

Four criteria were adopted :

1. Number of days between sowing and emergence (S-E).
2. Number of days between emergence and the first day of flowering (E-F).

3. Number of flowers produced during the first 4 days of flowering (4 F).

4. Percentage of ripe pods, assessed according to internal colour of shells. 80 days after sowing (% RP 80 days).

RESULTS

The performance of the different generations in 1984 and 1985 the result of the analyses of variance and their break-down, are shown in tables III and IV for each of the precocity criteria.

The results of the additivity-dominance model tests are given in table V. If adequation to the model is accepted, the one-off assessment of the genetic effects and the test of their significance are shown in table VI.

For those characters where adequation to the additivity-dominance model was rejected, the digenic interaction genetic model was tested. The results are given in table VII. Likewise, when adequation is accepted, the one-off estimation of its genetic effects and the test of their significance are shown in table VIII.

A two by two comparison of parental residual variances between the two study years indicates that they are not significantly different. The variance linked to environment can therefore be considered to be the same between the two years. In certain calculations, this makes it possible to combine the results obtained for the various generations over different years.

Table IX shows the resulting heritability estimations and genetic parameters for each of the precocity criteria. For certain of them, estimates cannot be calculated, since the set of generations and relationships required did not exist in the study or the genetic conditions required beforehand, such as the absence of an epistasis effect, were not satisfied. Generally, the values of the estimated narrow sense heritabilities and the actual values, calculated using independent methods, tally well, which backs up the estimations obtained. The accuracy of the narrow sense heritability estimation values is good. They are moderate to low, which leads to limited selection progress.

1. — Emergence precocity (S-E).

In 1984, the Bartlett test indicated that the residual variances of genetically homogeneous generations (P_1 , P_2 and F_1) were very different, which made it impossible to study genetic effects on this character (Table III).

A phenotypical superdominance effect occurs in F_1 and F_2 (114 % and 123 %) in favour in lateness.

In F_2 , the broad sense heritability estimation is high (0.78 on average) (Table IX). There is no transgression in favour of precocity : the earliest F_2 plants were, at best, not significantly different from Chico.

In F_3 , the estimate of broad sense heritability is much lower (0.48), due to a reduction in genetic variance (Table IX). The estimation of narrow sense heritability in F_3 is moderate ($h^2 = 0.51$).

2. — Flowering precocity (E-F).

For the number of days between emergence and the first day of flowering (E-F), the residual variance of generations P_1 , P_2 and F_1 , based on original data, is proportional to the values of the means. In 1984 and 1985, log transformation ($\log \times$) made it possible to eliminate the mean variance link and accept the hypothesis of residual variances (Table III and IV).

There is slight partial phenotypical dominance in F_1 (102 %) in favour of lateness.

A test of the additivity-dominance genetic model indicates that the adequation hypothesis is very significantly rejected ($\alpha \geq 5\%$) (Table V). This adequation to the allele interaction model is accepted (Table VII). According to this model, the one-off estimations of genetic effects show that some additivity effects are very highly significant ($\alpha \geq 1\%$) and some additive-additive and dominance-dominance and epistasis effects are significant ($\alpha \geq 5\%$) for flowering precocity (Table VIII). As [h] and [I] are opposite signs, digenic interactions are basically of the duplicated type.

In F_2 , the estimation of broad sense heritability is moderate (0.57 on average). There is transgression in favour of precocity (Table IX).

In F_3 , the estimation of broad sense heritability is good (0.81) and slightly greater than that observed in F_2 , which is due to an increase in genetic variance in F_3 (Table IX). Narrow sense heritability estimations are low (0.23 and 0.39).

3. — Flowering intensity (4F).

The number of flowers produced during the first 4 days' flowering reveals equal residual variances for the genetically homogeneous generations (Tables III and IV).

A phenotypical superdominance effect occurs in F_1 (139 %) in favour of high flowering intensity. In F_2 , phenotypical dominance is total (115 %).

The hypothesis of adequation to the additivity-dominance and digenic allele interaction models are very significantly rejected ($\alpha \geq 1\%$) (Tables V and VII). For this character, the existence of allele interactions over 2 or of linkage effects between the genes will be accepted.

In F_2 and F_3 , the estimations of broad sense and narrow sense heritability are low (0.32 on average and 0.23 respectively) (Table IX). Narrow sense heritability calculated from \bar{F}_3/F_2 regression (0.09) is very low; the effectiveness of selection using F_2 will therefore be very limited.

There is transgression in favour of intense flowering in F_2 .

4. — Pod ripeness precocity (% RP).

After arc sine transformation, the percentage of ripe pods per plant on the 80th day (% RP) reveals uniform residual variances between generations P_1 , P_2 and F_1 (Tables III and IV).

A partial phenotypical dominance effect occurs in F_1 and F_2 (94 % and 93 %) in favour of lateness.

The hypothesis of adequation to the additivity-dominance model is accepted (Table V). The one-off estimation of this model's genetic effects and the test of their significance (Table VI) show that the additivity effects are highly significant ($\alpha \geq 1\%$) and seem to be markedly greater than dominance effects ($\alpha \geq 5\%$).

In F_2 and F_3 , the estimations of broad sense heritability are low (0.36 on average and 0.13 respectively) (Table IX). The estimation of narrow sense heritability in F_2 is quite low ($h^2 D = 0.413$). The estimations in F_3 , and by \bar{F}_3/F_2 regression are equal and low (0.24) and corroborate the heritability obtained ($h^2 R = 0.22$). There is a low rate of transgression in favour of precocity in F_2 .

Pod ripeness precocity is the only one of the characters studied which reveals adequation to the additivity-dominance model. This makes it possible to apply formulae to it for estimation of the number of genetic factors. The values obtained tally. The estimation by Mather and Jinks (1982) indicates 2.3 factors, that of Castle (1921) 1.9 factors. It can therefore be estimated that the number of major genes or major groups of genes responsible for the difference in ripeness precocity at the time of harvesting between the two varieties is very limited.

5. — Correlation between precocity characters.

The estimations of environmental correlations were negligible (Table X), except in 1985, between emergence rapidity (S-E), flowering rapidity (E-F) (-0.30) and flowering intensity (4F) (-0.14).

The significant estimations of phenotypical correlations in F_2 and F_3 are low and few (Table XI). In F_2 , they concern emergence rapidity (S-E), with flowering rapidity (E-F) (-0.17^*) and the latter variable with ripeness precocity at the time of harvesting (% RP) (-0.25^{**}). In F_3 there is a phenotypical correlation between emergence rapidity (S-E) and flowering intensity (4F) (-0.10^{**}). Phenotypical correlations differ depending on the generations.

The estimations of genetic correlation coefficients for F_2 and F_3 individuals (Table XII) are low, except for flowering rapidity (E-F) with flowering intensity (4F) in F_3 (-0.64).

The estimations of genetic correlation coefficients between the average performances of the F_3 families (Table XIII) are moderate for the pairs of variables: emergence rapidity (S-E) and flowering (E-F) (0.50), emergence rapidity (S-E) and flowering intensity (4F) (0.41). They are low for the other character pairings.

The estimations of genetic correlation coefficients between the average performances of the F_3 families and those of F_2 individuals from which they were obtained (Table XIII), are high between flowering rapidity (E-F) and flowering intensity (4F) (-0.73) and moderate between emergence rapidity (S-E) and the start of flowering (E-F) (0.57) and between emergence rapidity (S-E) and the ripeness precocity at the time of harvesting (% RP) (-0.44). They are low between the other couples of variables.

DISCUSSION

The utility of this genetic study, apart from making it possible to choose and determine the way of using the selection methods to be applied to the germplasm used, is to include 2 parents which are destined to become among the most regularly used in selection

programmes involving Spanish varieties. In fact, Chico is the earliest parent available in the collection and 73-30 is the only dormant early variety that exists, which makes it a unique dormancy parent as far as Spanish varieties are concerned. The conclusions of this study should provide certain interesting indications for implementing selection programmes, with the precautions that have to be taken when the genetic partners change.

For emergence rapidity (S-E), the difference in performance between the two parents is extremely limited, though significant. The importance of carrying out a genetic study of it is therefore indicative because, starting with a cross between the two varieties, the progress obtained for this character during selection in favour of precocity would be negligible, especially in the absence of favourable transgression. This comment can be generalized, since the genetic variability available in the collection for this character is very limited.

The precocity characters linked to the start of flowering reveal duplicated digenic type additivity, dormancy and epistasis effects for flowering rapidity (E-F) and epistasis greater than 2 for flowering intensity (4F). On the other hand, the percentage of ripe pods per plant at 80 days, which is the reference character adopted here for ripeness maturity at the time of harvest, is limited to genetic additivity and dominance effects.

A study of genetic correlations in F_2 and F_3 reveals an absence of genetic links between emergence rapidity (S-E) and ripeness precocity at the time of harvesting (% RP), and a slight link between the latter character and flowering intensity (4F).

These are therefore genetically independent or only very slightly linked characters. Moreover, as ripeness precocity at the time of harvest is a result of all the precocity components (Khalfaoui, 1990), the absence of phenotypical correlation between: ripeness precocity at the time of harvest, emergence rapidity and flowering intensity indicates that the emergence and start-of-flowering characters do not play a determining role in pod ripeness precocity at the time of harvest.

The genetic independence between pod ripeness precocity and the precocity of emergence and start of flowering seems to be confirmed by the fact that the complex genetic conditioning of emergence and start-of-flowering precocity is not expressed in terms of the heredity of the percentage of ripe pods per plant on the 80th day. The latter argument in favour of these characters' genetic independence needs to be considered carefully, because it is frequently seen that the components of a character have more complex genetic conditioning than the character itself. These characters were associated with each other in the Chico and 73-30 parental varieties. The genes governing them would consequently seem to be different and linked by negligible linkage effects. Emergence rapidity cannot constitute an early test for the precocity of pod ripeness at the time of harvest. Monitoring of the start of flowering, especially its intensity, will not be a good forecaster of harvesting precocity. Its use will therefore be limited to making an initial choice from large numbers of plants.

It is probable that detection of this genetic link was possible due to the low genetic variability between the two parental varieties for the emergence precocity and start-of-flowering precocity characters, compared to their considerable genetic variability for pod ripeness precocity. If the genetic variability of the emergence and start-of-flowering characters had been more substantial, a physiological correlation would have imposed itself and masked genetic independence.

The close link between the percentage of ripe pods at 80 days and the flowering rapidity and intensity characters in the 9 varieties representative of the collection previously studied (Khalfaoui, 1990), indicates that the flowering characters favour genotype precocity. In this case, the link is due: either to the existence of genetic links, which are expressed in this substantial genetic variability, or in the action of natural selection pressure which combined them in the same genotypes, without imposing a genetic link.

During selection to increase precocity, this would involve combining these characters by maintaining selection pressure on each of them. The existence of genetic correlations between the start-of-flowering characters, particularly at an individual level in F_2 and F_3 , along with the mean performance of the families, will simplify this task. The heritability of flowering characters is low, and selection gains are limited. In the first generations after hybridization, selection using these characters should be based on the mean performance of the families rather than on individual performances.

The emergence and start-of-flowering precocity characters do not play a determining role at an individual level for ripeness precocity at the time of harvest. It is therefore the other precocity components, detected previously (Khalfaoui, 1990) and which it was not possible to monitor in this study, that play a determining role:

- Length of the linear flowering phase and the end of flowering.
- The time taken for a pod to ripen from a flower.

These characters are genetically simple and governed by a very limited number of genetic factors

Despite this genetic simplicity, the broad sense heritability values for the percentage of ripe pods at 80 days are low, which is due to a considerable environmental effect, as indicated by the large share of phenotypical variance due to the environment, estimated from the parental variances and F_1 variances over the 2 years of the study. Narrow sense heritability values are low, especially those calculated by regression of the performances of the F_3 families on those of F_2 plants. This character satisfies the additivity-dominance genetic model; it is therefore possible to break down \bar{F}_3/F_2 regression according to genetic and environmental effect variances using the Mather and Jinks formulae (1982):

$$h_b^2(\bar{F}_3/F_2) = b_{\bar{F}_3/F_2} = \frac{Cov \bar{F}_3/F_2}{V F_2} \\ = \frac{D + 1/4 H}{D + 1/2 H + EW}$$

As $b\bar{F}_3/F_2$ is low, dominance or environmental effects are considerable. In the study of genetic effects for this character, we showed that dominance effects were significant, but small. It is therefore the share of phenotypical variance due to the environment that is responsible for low narrow sense heritability. This low value may have a second cause: despite the statistical uniformity of parental residual variances between the two study years, the variance estimated to be due to the environment varies by 30 % from one year to the next. Moreover, there is a change in the maximum-minimum scale between F_2 (20 % to 100 %) and F_3 (0 % to 100 %) between the two years, as there is between the parental varieties (73-30: 20 % to 81 % in 1984, 6 % to 91 % in 1985, Chico: 73 % to 100 % in 1984, 62 % to 100 % in 1985). These observations seem to indicate a certain change in environmental variance between the two years, which may be responsible for the bias in the narrow sense heritability calculation based on \bar{F}_3/F_2 regression. In the event of such bias, Frey *et al.* (1957) and Turner *et al.* (1969) recommend taking the progeny-parent correlation coefficient as the measurement of heri-

tability. Its value here is 0.74 ± 0.09 , which indicates good heritability. Indeed, the existence of a high coefficient of correlation (0.74) associated with quite a low, but positive regression coefficient (0.24), indicates that the earliest F_3 progenies at the time of harvest do in fact come from certain of the earliest F_2 plants (Fig. 1). This good heritability should make it possible to obtain highly significant genetic progress through pedigree selection from a cross between the two parents.

The estimated number of genetic factors responsible for the difference in precocity at the time of harvest between Chico and the 73-30 variety is very small, between 2 and 3. This result is compatible with that obtained in the study by Holbrook *et al.* (1988), which estimates the number of genes governing the distribution observed at between 4 and 6, based on the F_2 generation of a cross between Chico and an extremely late Virginia variety. It is also corroborated by the spectacular gain in precocity obtained by Quiu Quing *et al.* (1989) using mutagenesis, which is only effective on characters conditioned by a small number of major genes.

CONCLUSION

In the case of the 73-30 and Chico varieties, pod ripeness precocity at the time of harvest is a genetic character of limited complexity, determined by a small number of genetic factors with essentially additive effects. The small number of genetic factors involved in the difference in pod ripeness precocity between the Chico and 73-30 varieties, enabled a method of selection by back-crossing to be adopted. It sets out to transfer the pod ripeness precocity alleles from the Chico variety to the 73-30 variety. The back-crosses are carried out in F_3 . In order to take into account the risk of losing these alleles during the successive back-crosses, generation F_2 of the 2nd back-cross, whose degree of isogenization compared to the recurrent variety is already high (probably 88 %), is the starting point for pedigree selection. As the estimations of broad and narrow sense heritability values are limited, this pedigree selection is based on a choice of related varieties.

BON DE COMMANDE NUMÉROS SPÉCIAUX

A retourner à : return to : reexpidase a :

OLÉAGINEUX - B.P. 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France) — Tél. : 67 61 58 00 — Téléc. : 480 762 F — Télécopie : 67 61 59 86

Nom (Name - Nombre)

Adresse (Address - Dirección)

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

Règlement par chèque bancaire (Enclose bank cheque made out to - Pago por cheque bancario a) :

IRHO-OLÉAGINEUX

Banque Nationale de Paris — Agence Kléber — 51, avenue Kléber, 75116 Paris (France) — RIB : 30004 — 00892 — 00000430596 — clé 21